Vestnik zoologii, **33**(4–5): 45–53, 1999

УДК 559.323.4 : 591.5

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ПОДЗЕМНОЙ ПОЛЕВКИ

С. А. Мякушко

Киевский университет им. Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 60, Киев, 252017 Украина

Получено 9 июня 1998

Многолетние изменения продуктивности популяции подземной полевки. Мякушко С. А. — На основании материалов 22-летних наблюдений за популяцией подземной полевки Каневского заповедника рассмотрены изменения показателей, характеризующих интенсивность продукционных процессов. Отмечены особенности популяционной реакции на различных этапах существования заповедной экосистемы, обусловленных специфическими формами антропогенного воздействия. Помимо увеличения численности и дестабилизации ее динамики, последствиями хозяйственной деятельности, проходившей до воссоздания заповедника являются нарушение структуры популяции, снижение массы тела особей и расширение пределов изменений биомассы. В период, характеризующийся техногенным загрязнением территории, перечисленные эффекты выражены сильнее. Кроме того, увеличение смертности вызывает изменения интенсивности продукционных процессов в популяции. Показаны принципиальные отличия показателей продуктивности среди различных групп особей.

Ключевые слова: *Microtus subterraneus*, популяция, динамика, масса тела, биомасса, продуктивность, антропогенное воздействие.

Multiannual Changes of Productivity in Pine Vole Populations. Myakushko S. A. — Main characteristic changes of productivity processes intensity in pine vole populations in Kanev Nature Reserve were observed during 22 year term. The peculiarities of population reaction at different stages of existing reserve ecosystem were noted to be condition by specific forms of anthropogenic influence. The consequences of economic activity during the period before the reserve restoration are population structure disruption, decline of body weight and extension of limits of biomass variation, along with increase in numbers and destabilization of population dynamics. Effects of its population reaction are most conspicuous under technologenic pollution conditions. The mortality increase leads to changes of intensity of population productivity processes. The principal differences of productivity values are shown for different groups of individuals.

Key words: *Microtus subterraneus*, population, dynamics, body weight, biomass, productivity, anthropogenic influence.

Введение

Известно, что многие концепции современной популяционной экологии были сформированы при изучении популяций грызунов — наиболее удобного объекта для подобных исследований. В большинстве случаев в поле зрения ученых попадают виды, численно доминирующие на определенной территории. Это порождает некоторый дисбаланс в степени изученности различных видов, подчас даже совместно обитающих.

Несмотря на то, что подземная полевка (*Microtus subterraneus*) является неотъемлемым компонентом сообществ грызунов лесостепной зоны (Гіренко, 1952), сказанное во многом справедливо по отношению к данному виду. Причин тому несколько. Отчасти это объясняется его спорадическим распространением и сравнительно невысокой численностью во многих местообитаниях (Загороднюк, 1992). Особенности образа жизни, суточной и сезонной активности также затрудняют наблюдения за этим видом (Гиренко, 1954; Турянин, 1956). Вероятно, в результате этого большая часть исследований посвящена различным аспектам распространения, биотопической приуроченности и питания подземной полевки (Татаринов, 1956; Гіренко, 1960; Шварц, 1985; Истомин, 1990). В противоположность этому проблема многолетней динамики популяции, рассматриваемая значительно реже (Межжерин, Михалевич, 1983; Рудышин, 1987; Мякушко, 1997; Межжерин, Мя-

кушко, 1998) продолжает оставаться недостаточно изученной. Целью настоящей работы является исследование изменений показателей, характеризующих интенсивность продукционных процессов в ходе многолетней динамики популяции, а также эффектов, обусловленных антропогенным воздействием.

Материал и методы

Результаты исследования основаны на материалах 22-летних наблюдений за популяцией подземной полевки, являющейся одним из фоновых видов грызунов, населяющих грабовый лес Каневского заповедника (Черкасская обл., Украина). Сбор данных осуществлялся с 1971 г. и проходил на протяжении первой половины лета. Исключение составляет 1976–1977 гг., когда исследования были прерваны, и 1978 г., для которого имеются фрагментарные данные. Помимо собственных 10-летних полевых наблюдений, были также использованы материалы, собранные большим коллективом исследователей, которым автор выражает признательность.

Отлов грызунов проводился стандартным методом учетных площадок. За время исследований отловлено и обработано 1930 особей. В соответствии с функциональным состоянием животных, которое определялось по ряду морфометрических показателей и развитию репродуктивных органов, все особи были разделены на 2 категории: ювенильные и взрослые (половозрелые). Поскольку сроки вступления в размножение во многом определяются условиями существования, в качестве критерия также использовался показатель упитанности — отношение массы тела к его длине (Heikura, 1977). Показатель биомассы (В) представляет собой суммарную массу особей в расчете на 1 га (Москвина и др., 1989). Под продукцией популяции в данной работе подразумевается количество органического вещества, вырабатываемого популяцией за определенный период времени, на определенной площади, измеряемое в единицах массы в единицу времени на единицу площади. Для определения интенсивности продукционных процессов использовался коэффициент продуктивности (КП) — отношение продукции биомассы за единицу времени к ее исходной величине: $КП=(B_2-B_1)/B_1$, где B_1 — исходная биомасса, B_2 — конечная биомасса (Европейская рыжая полевка, 1981). Обработка данных осуществлялась общепринятыми статистическими методами.

Результаты

На протяжении последних 30 лет в существовании заповедной экосистемы можно выделить несколько этапов. Инерционные последствия хозяйственной деятельности, имевшей место на территории учебно-опытного лесного хозяйства до восстановления на ней режима заповедания, обусловили название первого периода — инерционный (1971–1975 гг.). Интервал времени от момента восстановления наблюдений в 1978 г. и вплоть до аварии на ЧАЭС в 1986 г., соответствующий относительной стабилизации экосистемы, назван доаварийным периодом. Выделение последнего периода — послеаварийного (1986–1995 гг.) — связано с техногенным загрязнением территории заповедника (более подробно см. Мякушко, 1997; 1998).

Из всех видов грызунов, являющихся постоянными обитателями грабовой дубравы заповедника, реакция на подобные изменения среды в наибольшей степени выражена в популяции подземной полевки (Мякушко, 1998).

Изменения средней многолетней плотности за все время наблюдений характеризуются следующими особенностями: после инерционного периода происходит ее снижение, а впоследствии, в послеаварийный период, значительное увеличение (соотношение между ними можно выразить в следующем виде 2,9 : 1 : 6,5, где за единицу принят показатель в доаварийный период). Таким образом, начальный и заключительный промежутки времени характеризуются более высокими значениями плотности популяции, по сравнению с доаварийным (рис. 1).

В рамках отдельных периодов изменяется не только средний уровень плотности, но и сам характер ее многолетней динамики. Сравнительно плавный и сглаженный ход кривой динамики в доаварийный период сменяется резкими перепадами плотности популяции в последующее десятилетие, что дало основания говорить о катастрофическом типе динамики населения (Межжерин, 1997).

В популяции подземной полевки соотношение полов существенно отличается в различные периоды. В инерционном периоде количественно преобладают

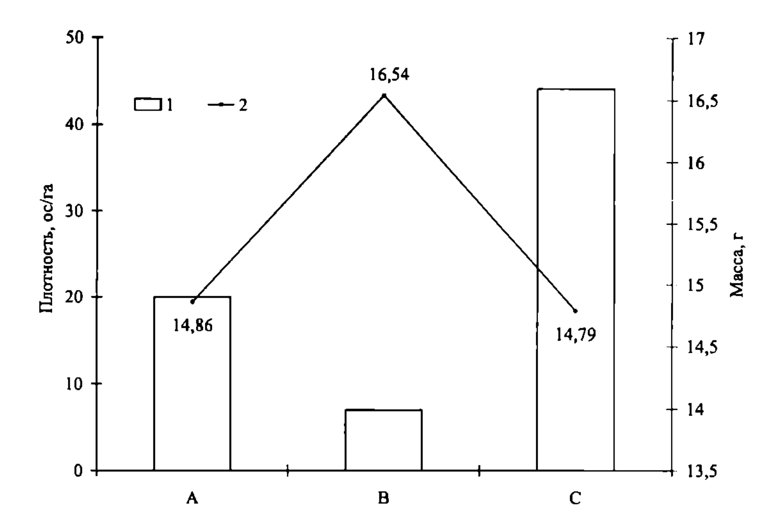


Рис. 1. Средние многолетние значения плотности популяции (1) и массы тела особей (2) на протяжении инерционного (A), доаварийного (B) и послеаварийного (C) периодов.

Fig. 1. Mean multiannual population densities (1) and body weights (2) during inertial (A), pre-accident (B) and post-accident (C) periods.

самцы, доля самок в популяции составляет 47,8%. В доаварийном периоде ситуация резко изменяется — на протяжении 6 лет из 7 количество самок значительно превышает численность самцов (средний показатель за период — 61%, а в отдельные годы еще выше). На протяжении последнего периода доля самок резко снижается (50,7%). Подобная тенденция отмечена как в группе взрослых особей, так и среди неполовозрелых сеголеток. В последней группе, где сдвиг в соотношении самки/самцы в пользу самок был менее выражен и раньше, после аварии отмечается преобладание самцов.

Не менее значительны изменения, затрагивающие возрастную структуру популяции. Только в инерционном периоде количество ювенильных особей в среднем превышало число взрослых. В остальное время наблюдается противоположная картина. Тем не менее нельзя не отметить специфическую особенность, присущую послеаварийному периоду. По сравнению с предыдущим временным отрезком доля взрослых особей в популяции снижается на 34,7%.

Очевидно, что столь существенные отличия динамики популяции подземной полевки на протяжении отдельных периодов должны находить свое отражение в соответствующих изменениях продукционных процессов. Особенности продуцирования популяцией органического вещества определяются как различными аспектами репродуктивной стратегии (соотношение воспроизводства и смертности), так и спецификой существования особей (развитие и рост). Имеющиеся материалы не дают возможности охватить весь этот комплекс параметров. Однако получить некоторое представление об интенсивности процессов продуцирования за определенный период можно, анализируя показатели средней массы тела особей, биомассы, а также величины ее прироста или убыли за год.

Средняя масса особей подземной полевки достигает наибольших значений в доаварийный период (рис. 1). Ее показатель на 10% превышает аналогичный для инерционного и на 11,5% — для послеаварийного периодов. Хотя разница между двумя последними показателями и невелика, в целом можно отметить обратную зависимость между уровнем плотности и средней массой особей. Наименьшему среднему уровню плотности в доаварийный период соответствует наи-

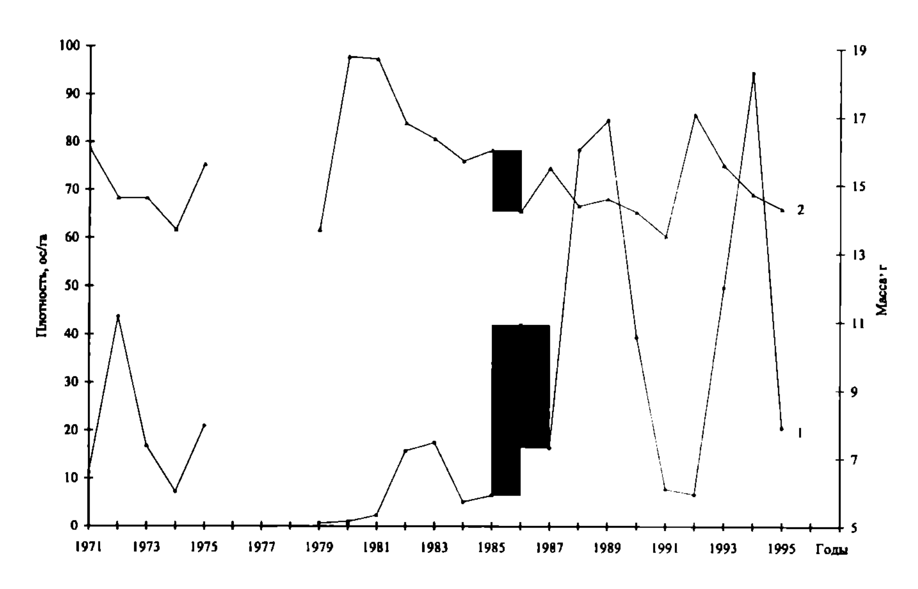


Рис. 2. Динамика плотности популяции (1) и средней массы тела особей (2) подземной полевки.

Fig. 2. Dynamics of population density (1) and average body weights (2) of the pine vole *Microtus subterraneus*..

большая масса особей, в послеаварийный период, напротив, плотность населения максимальна, а масса снижается и достигает минимальных значений. По сравнению с этим в инерционный период фиксируются средние значения как плотности, так и массы. Примечательно, что подобная ситуация отмечается во всех половых и возрастных группах животных.

На рисунке 2 показаны многолетние изменения плотности популяции и средней массы особей подземной полевки. Обратная зависимость между двумя варьирующими показателями в доаварийный период наглядно иллюстрирует вышесказанное. Однако получить достоверные коэффициенты корреляции ни для одного из периодов не удалось. В начальный и конечный периоды также отсутствуют значимые отличия массы тела особей на различных фазах динамики плотности популяции. До аварии только средняя масса во время фазы пика (16,31 г) достоверно превышает таковую во время депрессии (14,66 г).

Несмотря на снижение массы особей в инерционный и послеаварийный периоды, биомасса в это время достигает более высоких значений, чем в промежуточный интервал времени. Обусловлено это большей плотностью населения в эти периоды, о чем свидетельствует сильная скоррелированность плотности популяции и общей биомассы ($r = 0{,}909$; $P < 0{,}01$).

В таблице 1 приведены основные показатели, характеризующие изменения биомассы различных групп особей на протяжении 3 периодов. В начальный и конечный периоды можно отметить смещение границ колебаний биомассы в область более высоких значений. Во всех группах средняя биомасса максимальна в послеаварийный период, в 2 и более раз превышая даже показатели инерционного периода. Варьирование размаха колебаний биомассы аналогично изменению средних показателей: отмечено снижение в доаварийном и увеличение в послеаварийном периоде. Максимальная амплитуда, напротив, присуща доаварийному периоду. Однако в проявлении этой тенденции есть некоторые исключения. Так, амплитуда изменений биомассы ювенильных особей после аварии превышает аналогичные показатели в другое время, а значение амплитуды перепадов биомассы самок практически не изменяется в течение 2 последних периодов.

Таблица 1. Особенности динамики биомассы различных групп особей на протяжении трех периодов
Table 1. A peculiarityes of biomass dynamics in different groups of individuals during three periods

Группы особей	limit (min-max)	M	Размах (max-min)	Амплитуда (max/min)
Инерционный период				
самки	46,5–329,8	158,2	283,3	7,09
самцы	51,6–301,2	159,1	249,6	5,84
взрослые	49,7–346,5	179,4	296,8	6,97
ювенильные	33,4–278,4	133,0	245,0	8,34
все особи	98,1–636,4	297,2	538,3	6,49
Доаварийный период				
самки	5,6–179,8	66,4	174,2	32,11
самцы	2,4–120,5	41,5	118,1	50,21
взрослые	2,8–199,6	73,1	196,8	71,29
ювенильные	5,2–85,6	30,1	80,4	16,46
все особи	9,0–287,1	115,2	278,1	31,90
Послеаварийный период				
самки	26,0–812,1	329,2	786,1	31,23
самцы	51,1–589,5	298,9	538,4	11,54
взрослые	42,8–642,5	337,6	599,7	15,01
ювенильные	33,4–669,2	257,2	635,8	20,04
все особи	105,5–1397,1	647,1	1291,6	13,24

В отличие от показателей биомассы, которые во многом определяются конкретными значениями плотности популяции, использование коэффициентов продуктивности позволяет оценить специфику и интенсивность процессов продуцирования вещества вне зависимости от уровня плотности в течение определенного отрезка времени, а также произвести их сравнение. Анализ средних многолетних коэффициентов в различные периоды не выявил существенных изменений продуктивности за последние 2 периода, хотя по сравнению с инерционным периодом отмечен некоторый рост (0,91; 1,20; 1,23 для 3 последовательных периодов). Это обусловлено тем, что интенсивность процессов продуцирования имеет свою специфику в отдельных группах животных и при совокупном рассмотрении различия нивелируются.

Как видно из рисунка 3, величины коэффициентов продуктивности в группе ювенильных животных и самцов после аварии превышают соответствующие

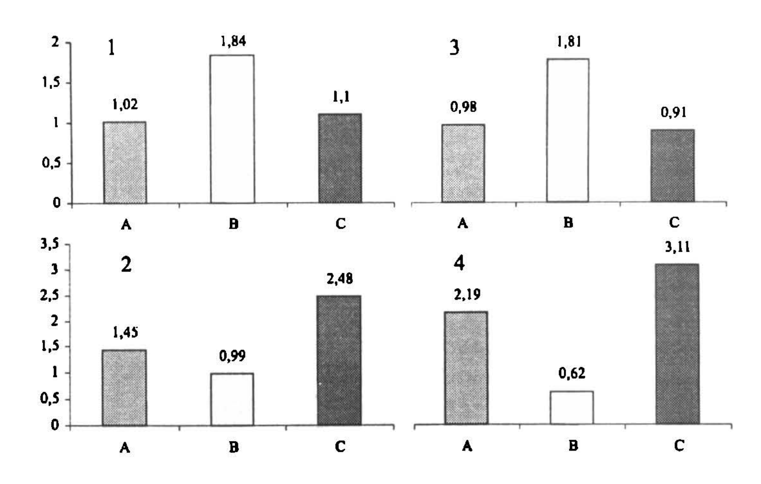


Рис. 3. Средние значения коэффициентов продуктивности (КП) в группах самок (1), самцов (2), взрослых (3) и ювенильных (4) особей в различные периоды (А — инерционный, В — доаварийный, С — послеаварийный периоды).

Fig. 3. Mean productivity coefficient for females (1), males (2), adult (3) and juvenile (4) voles during different periods (A — inertial, B — pre-accident, C — post-accident periods).

Таблица 2. Коэффициенты продуктивности в различных группах особей на этапах увеличения и снижения плотности популяции

Table 2. Productivity coefficient in different groups of individuals at the increase and decrease stages of population density

Период	Направление изменений плотности	Самки	Самцы	Ювенильные	Взрослые	Все особи
Инерционный	увеличение	2,65	3,49	4,96	2,59	2,43
	снижение	-0,62	-0,58	-0,58	-0,62	-0,61
Доаварийный	увеличение	2,36	1,31	0,84	2,32	1,59
	снижение	-0,77	-0,62	-0,52	-0,77	-0,72
Послеаварийный	увеличение	2,29	4,62	5,68	1,94	2,50
	снижение	-0,68	-0,72	-0,75	-0,64	-0,68

показатели до нее. Противоположная ситуация наблюдается в группе взрослых особей и самок, где величины коэффициентов оказываются ниже, по сравнению с предыдущим периодом. Помимо этого, коэффициенты продуктивности, рассчитанные для последних 2 групп в инерционном периоде, имеют более низкие значения, чем в группе ювенильных особей и самцов. Таким образом, среди всей совокупности особей можно отчетливо выделить 2 категории, в рамках которых интенсивность продукционных процессов имеет свою специфику на протяжении отдельных периодов.

В таблице 2 представлены показатели, характеризующие продуктивность различных групп особей отдельно для этапов увеличения и снижения плотности населения. В данном случае также прослеживаются некоторые особенности изменения коэффициентов продуктивности по периодам, выделяющие ювенильных особей и самцов в отдельную категорию. На этапах нарастания плотности значения коэффициентов гораздо выше в инерционном и послеаварийном периодах, чем до аварии. В группе самок и взрослых особей, напротив, показатели в послеаварийном периоде даже несколько уменьшаются. На этапах снижения плотности средние коэффициенты продуктивности у самцов и молодняка имеют более низкие значения в период после аварии, что, вероятно, связано с характерными изменениями демографических процессов, присущими данной фазе динамики (Максимов, 1948).

Обсуждение

Увеличение численности и изменение характера ее динамики в периоды, соответствующие антропогенному воздействию, хотя и наблюдаются в популяции подземной полевки в наибольшей степени, тем не менее не являются исключительной особенностью ее реагирования. Подобные эффекты, выраженные в меньшей степени, присущи и другим видам грызунов, являющимся постоянными обитателями грабовой дубравы заповедника (Межжерин, 1996; Мякушко, 1998).

Одна из главных особенностей реакции подземной полевки заключается, прежде всего, в самом масштабе тех изменений, которые претерпевает динамика популяции в результате качественных изменений среды. Есть все основания полагать, что инерционному и послеаварийному периодам присущ менее устойчивый тип динамики плотности, по сравнению с доаварийным.

Изменения половозрастной структуры популяции, вероятно, также следует рассматривать как результат воздействия. Сведения о соотношении полов в популяции подземной полевки в литературе достаточно редки и в большинстве случаев основаны на анализе немногочисленных выборок (Истомин, 1990; Загороднюк, 1992). Вероятно этим объясняется их противоречивость. Однако некоторые данные свидетельствуют об устойчивом преобладании самок. Так,

Г. А. Новиков и О. В. Петров (1953) указывают, что доля самок составляет в среднем 63,3%, а в отдельные годы этот показатель может быть еще выше. Наши материалы также не дают возможности достоверно оценить соотношение полов, поскольку данный показатель сильно изменяется в зависимости от периода наблюдений. Если преобладание самок является характерным, то снижение их доли в инерционном и послеаварийном периодах можно рассматривать как следствие избирательной смертности. Аналогичные процессы могли также деформировать и возрастную структуру.

Обратная зависимость средней массы особей от численности популяции у грызунов фиксировалась и ранее (Кошкина, Коротков, 1975). Высокая плотность населения обусловливает действие разнообразных механизмов, вызывающих, в частности, замедление роста и созревания молодняка (Boonstra, 1994). При этом масса тела перезимовавших особей и молодняка закономерно изменяется на различных фазах динамики (Бойкова, 1981; Zejda, 1971). Некоторые исследователи (Krebs, Myers, 1974) рассматривают подобные колебания массы в качестве одного из показателей популяционных циклов. Не исключено, что отсутствие подобных закономерностей после аварии может быть связано с изменениями возрастной структуры популяции.

Характер взаимосвязи биомассы популяции (равно как и отдельных групп особей) с сухой биомассой травянистой растительности неоднозначен и требует дальнейшего изучения. Однако наблюдения за состоянием кормовой базы не дают оснований связывать увеличение численности и, следовательно, биомассы популяции с увеличением количества доступной энергии в среде (Межжерин, Мякушко, 1993).

Вышеизложенное, а также результаты анализа коэффициентов продуктивности позволяют сделать некоторые обобщения. Представляется, что противоположный характер изменений продуктивности в послеаварийный период в группах ювенильных особей и самцов с одной стороны, а также взрослых и самок — с другой, обусловлен несколькими причинами. Нарушение экологического баланса в результате качественных преобразований среды приводит к изменению популяционной стратегии (Межжерин, 1996; Мякушко, 1997). Попытки популяции адаптироваться к новым условиям сопровождаются возрастанием смертности. Если в норме регуляторные механизмы в популяции направлены, главным образом, на торможение размножения и чрезмерного нарастания численности, то при неблагоприятных условиях существования — на восстановление потерь (Кошкина, Коротков, 1975).

Действие подобного компенсирующего эффекта обусловливает высокие показатели продуктивности в группе ювенильных особей, поскольку популяция пытается избежать неблагоприятных последствий повышенной элиминации за счет более высокого воспроизводства. Возрастание показателей размножения и, соответственно, интенсивности продукционных процессов в качестве реакции на техногенное загрязнение отмечалось ранее как в других исследованиях, так и в наших (Лукьянова, 1990; Мякушко, 1997). Вероятно, более высокая продуктивность в разной степени присуща и другим группам особей. Снижение коэффициентов продуктивности среди самок и взрослых особей является вторичным эффектом, обусловленным большей величиной их смертности в результате повышенных энергетических потребностей (у первых — для обеспечения процессов беременности и выкармливания молодняка, у вторых — для поддержания большей массы тела). Подобные явления могли отмечаться и в инерционном периоде. Хотя в последнем случае немаловажное значение имели также другие факторы, например, изменение освещенности в результате рубок и, как следствие, изменение количества травянистой растительности (т. е. количества и качества местообитаний).

Принято считать, что существование в заповедных условиях позволяет избежать антропогенного воздействия. Однако, как следует из настоящих результатов, популяции заповедной экосистемы испытывают негативные последствия подобного воздействия. Наличие периода относительной стабилизации экосистемы (доаварийный) дает возможность их выявить и сравнить в зависимости от характера антропогенной нагрузки. Хозяйственная деятельность, проходившая до воссоздания заповедника, еще длительное время вызывала различные эффекты, проявляющиеся в виде увеличения численности и нарушения структуры популяции, снижения массы тела особей, расширения пределов изменений биомассы. Техногенное загрязнение, характерное для последнего периода, не только вызвало более сильную реакцию, но и добавило к перечисленным эффектам ряд новых — избирательную смертность и компенсирующую ее высокую продуктивность, зафиксированную в отдельных группах особей.

Помимо этого, нельзя не отметить сходные черты реагирования популяций различных видов грызунов. Тем не менее, однотипный характер реакции не исключает различную величину изменений в отдельных популяциях, что может определяться видоспецифическими особенностями. Так, характерные черты образа жизни подземной полевки обусловливают более сильную подверженность негативному воздействию техногенного загрязнения и, соответственно, более выраженную реакцию. Однако сходство популяционных эффектов свидетельствует о том, что негативное воздействие определяется нарушениями на экосистемном уровне.

Благодарности

Выражаю признательность к. б. н. В. А. Межжерину за высказанные им ценные замечания, а также В. В. Шевчуку за помощь в обработке материала.

Бойкова Ф. И. Циклы численности и морфологические особенности темной полевки в Субарктике Западной Сибири // Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. — Свердловск : УНЦ АН СССР, 1981. — С. 63–79.

Гіренко Л. Л. До екології чагарникової полівки // Зб. праць Зоол. муз. АН УРСР. — 1952. — № 25. — С. 46– 62.

Гиренко Л. Л. Сравнительная экология кустарниковой, серой и рыжей полевок : Автореф. ... канд. биол. наук. — Киев, 1954. — 14 с.

Гіренко Л. Л. Нові дані з екології та географічного поширення в УРСР української чагарникової полівки Microtuc (Pitymys) subterraneus ucrainicus Vinogr., 1922 // Праці Ін-ту зоології. — 1960. — **16**. — С. 31–42.

Европейская рыжая полевка. — М. : Наука, 1981. — 352 с.

Загороднюк И. В. Географическое распространение и уровни численности Terricola subterraneus на территории СССР // Зоол. журн. — 1992. — **71**, вып. 2. — С. 86–97.

Истомин А. В. Особенности распространения и биологии подземной полевки на северо-востоке ареала // Вестн. зоологии. — 1990. — № 3. — С. 61–63.

Кошкина Т. В., Коротков Ю. С. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала // Фауна и экология грызунов. — 1975. — **12**. — С. 5–62.

Лукьянова Л. Е. Изучение экологических параметров мелких млекопитающих техногенных зон // Животные в условиях антропогенного ландшафта. — Свердловск : УрО АН СССР, 1990. — С. 55–60.

Максимов А. А. Плодовитость и динамика численности серой полевки // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1948. — № 1. — С. 67–82.

Межжерин В. А. Специфика экологического мониторинга // Экология. — 1996. — № 2. — С. 83–88.

Межжерин В. А. Цивилизация и ноосфера. Кн. 2. Норма и патология. — Киев, 1997. — 132 с.

Межжерин В. А., Михалевич О. А. Связь плотности популяций мелких грызунов с состоянием их кормовой базы // Экология. — 1983. — № 5. — С. 49–56.

Межжерин В. А., Мякушко С. А. Влияние состояния окружающей среды на плотность популяций грызунов Каневского заповедника // Підсумки 70-річної діяльності Канівського заповідника та перспективи розвитку заповідної справи в Україні : Матеріали конф. — Канів, 1993. — С. 52–53.

Межжерин В. А., Мякушко С. А. Стратегии популяций мелких грызунов Каневского заповедника в условиях измененной среды обитания под воздействием техногенных загрязнений и аварии на ЧАЭС // Изв. АН. Сер. биол. — 1998. — № 3. — С. 374–381.

Москвина Н. С., Сучкова Н. Г., Николаева О. Г., Кравченко Л. Б. Популяционные отличия биопродуктивности фоновых видов мелких млекопитающих // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. — Томск, 1989. — С. 111–121.

Мякушко С. А. Особливості антропогенного впливу на популяції гризунів Канівського заповідника // Заповідна справа в Україні. — 1997. — **3**, вип. 1. — С. 23–30.

Мякушко С. А. Изменение динамики популяций и сообщества грызунов в результате антропогенного воздействия на заповедную экосистему // Вестн. зоологии. — 1998. — № 4. — С. 76–85.

Новиков Г. А., Петров О. В. Экология подземной полевки (Microtus (Pitymys) subterraneus ucrainicus Vinogr.) в лесостепных дубравах // Зоол. журн. — 1953. — **32**, вып. 1. — С. 130–139.

Рудышин М. П. Экология подземной полевки в Украинских Карпатах // Хомяковые фауны Украины. Фаунистика, систематика и практическое значение. Ч. 2. — Киев, 1987. — С. 6–11. — (Препр. 87.7, Ин-т зоологии АН УССР).

Татаринов К. А. Материалы к экологии некоторых западноевропейских млекопитающих, распространенных на Украине // Науч. зап. Ужгород. ун-та. — 1956. — **21**. — С. 67–80.

Турянин И. И. Экологофаунистический обзор подсемейства полевок (Mammalia, Microtinae) Закарпатской области // Науч. зап. Ужгород. ун-та. — 1956. — **21**. — С. 81–91.

Шварц Е. А. О распространении и биологии подземной полевки на северс ареала // Бюл. МОИП. Отд. Биол. — 1985. — **90**, вып. 3. — С. 25–31.

Boonstra R. Population cycles in microtines: the senescence hypothesis // Evol. ecol. — 1994. — **8**. — P. 196–219.

Heikura K. Effect of climatic factors on the field vole Microtus agrestis // Oikos. — 1977. — № 29. — P. 607–615.

Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. — 1974. — **8**. — P. 267–399.

Zejda J. Differential growth of three cohorts of the bank vole, Clethrionomys glareolus Shreb., 1780 // Zool. listy. — 1971. — **20**, № 3. — P. 229–245.